Untersuchungen zum Aktionsraum und zum Revierverhalten der Feldmaus

Microtus arvalis (Pall.)

— Markierungsversuche —

Von Hans Reichstein

(Aus der Biologischen Zentralanstalt Berlin, Abteilung Angewandte Zoologie)

Einleitung

Abgerundete Darstellungen zum Revierverhalten der Vögel lagen längst vor (Howard 1920), als entsprechende Untersuchungen an Kleinsäugern erst einsetzten. Den Beginn systematischer Bearbeitung des Themas Beweglichkeit — Aktionsraum — Territorialität kennzeichnen Arbeiten von Blair (1940a) und Burt (1940), in denen grundlegende Ausführungen zum "home range" und "territory" nordamerikanischer Nager gemacht werden. In welchem Maße diesen Fragestellungen auch vordem schon Aufmerksamkeit geschenkt wurde, geht aus einem Hinweis von Mohr (1947) hervor, wonach bereits 1943 110 Publikationen vorlagen, die eine Bezogenheit zum oben genannten Thema erkennen ließen. Die eigentlichen Fortschritte indessen, die auf diesem Gebiete erzielt wurden, sind im wesentlichen auf die Entwicklung des Lebendfangverfahrens und der individuellen Kennzeichnung der gefangenen Tiere zurückzuführen, auf ein Verfahren, das erlaubt, Intensität, Umfang und Richtung der Beweglichkeit der Individuen festzuhalten. Daß der Markierungsfang — für den sich im angelsächsischen Schrifttum der Terminus "mark and release trapping" eingebürgert hat — bis zu einem gewissen Grade die Krönung der feldzoologischen Arbeiten darstellt, mag daraus erhellen, daß neben der Aktionsraumermittlung folgende Seiten des populationsdynamischen Geschehens einer Analyse zugänglich sind: 1. Die Schwankungen der Populationsdichte, 2. die Strukturveränderungen einer Population nach Alter und Geschlecht im Jahresablauf, 3. die Wurfzahl, Wurffolge und Generationsfolge als wesentliche das Fortpflanzungspotential bestimmende Faktoren, 4. die maximale und durchschnittliche Lebenserwartung der Individuen, 5. die intra- und interspezifischen Beziehungen einschließlich des Territorialverhaltens und 6. das Körper- und Gewichtswachstum unter natürlichen Verhältnissen.

Während die Zahl der in Nordamerika erschienenen Publikationen zum Thema home range und territory bis zur Gegenwart bereits ins Riesenhafte angewachsen ist, haben Untersuchungen zum Aktionsraum und Revierverhalten bei Kleinsäugern auf der Grundlage des Markierungsverfahrens in Europa eigentlich erst nach dem 2. Weltkriege eingesetzt. Veröffentlichungen liegen vor aus der UdSSR und England, zu erwarten sind solche aus der Tschechoslowakei und Polen.

In Deutschland wird gegenwärtig an drei Stellen mit individuell markierten Freilandtieren gearbeitet, in Oldenburg bei Frank *(Microtus arvalis)*, in Eberswalde bei Kulicke *(Microtus agrestis, Cl. glareolus, Apodemus flavicollis)* und bei uns in Kleinmachnow *(Microtus arvalis, M. agrestis, Apodemus sylvaticus)*.

Die gute Übereinstimmung der vorzulegenden Befunde mit den bereits mitgeteilten für *Microtus agrestis* (Reichstein 1959) und solchen anderer Autoren berechtigt zu der Auffassung, daß das Markierungsverfahren geeignet erscheint, die Beweglichkeit der Individuen in ihrem Lebensraume und ihr Verhalten zueinander in zwar nur groben, aber dennoch annähernd getreuen Zügen widerzuspiegeln.

Material und Methodik

Das Material entstammt zwei Versuchsflächen, 1. einer Kiefernschonung bei Hangelsberg am Rande des Spreetals etwa 6 km westlich Fürstenwalde und 2. einem nicht mehr benutzten und daher stark vergrasten Feldweg bei Beerfelde, halbwegs zwischen Fürstenwalde und Müncheberg gelegen. In der Kiefernschonung wurden zwischen September 1955 und Dezember 1957 114 Feldmäuse 48 ♂♂, 66 ♀♀) gefangen, markiert und wieder freigelassen. Auf dem Feldweg konnten zwischen Juli 1954 und Mai 1958 743 Tiere in den Lebendfallen erbeutet werden, davon 325 ♂♂ und 418 ♀♀. Gefangen wurde mit Lebendfallen einer Konstruktion, die den single-catch-traps amerikanischer Autoren entspricht. Als Köder fanden Walnußkerne oder Brot Verwendung. Die Fallen kamen in der Regel in 14-tägigen Intervallen 3—4 Tage zur Aufstellung, ausgenommen bei Schneelage. Ihre Zahl richtete sich nach der jeweiligen Populationsdichte. Auf der 60 × 80 m = 4800 qm großen Versuchsfläche in der Kiefernschonung wurden 100 bis 200 Fallen eingesetzt, auf dem 8 m breiten und 200 m langen Feldweg 20 bis 160. Ihre Anordnung auf den Versuchsflächen erfolgte zwanglos nach Maßgabe vorhandener Baue und Wechsel. Der durchschnittliche Fallenabstand betrug in der Schonung 5—7 m. Die Versuchsfläche in der Kiefernkultur war weder durch natürliche noch künstliche Barrieren vom übrigen Bestande getrennt, die Tiere konnten also das zu befangende Areal ungehindert passieren, verlassen oder aufsuchen. Gleiches gilt für den Feldweg. Die genaue Lokalisierung der gefangenen Tiere wurde gewährleistet durch ein Koordinatensystem, das die Versuchsfläche in ein Netz 5 × 5 m großer Quadrate teilte. Der Feldweg war in 5 m-Abschnitte gegliedert. Die gefangenen Tiere erhielten durch Zehenamputation eine individuelle Markierung, sie wurden gewogen, dem Geschlechte nach bestimmt und auch dem ungefähren Alter (bei Jungtieren) und am Fangort wieder ausgesetzt. Vermerkt wurden ferner Eintritt der Geschlechtsreife im weiblichen Geschlecht (Vaginalöffnung), Gravidität bzw. gesetzter Wurf und Fangort.

In Ergänzung zu den Freilandarbeiten werden Ergebnisse von Untersuchungen an einer Freigehege-Population mitgeteilt. Die Populationsentwicklung im Zwinger, der eine Bodenfläche von 54 qm hatte und zum Schutze gegen Mäuse-

feinde mit einem Drahtgeflecht abgedeckt war, nahm ihren Anfang von einem Männchen und zwei Weibchen. Der Versuch erstreckte sich über einen Zeitraum von 23 Monaten (Juli 1954 bis Mai 1956). Das Gehege wurde wöchentlich mindestens einmal ausgefangen, die gefangenen Tiere in der oben beschriebenen Weise behandelt und am Fangort oder einem bestimmten Gehegeteil wieder ausgesetzt. 65 Feldmäuse (27 ♂♂, 38 ♀♀) liegen zur Auswertung vor.

Ergebnisse

A. Der Aktionsraum (home range)

1. Begriffsbestimmung

Die home range Konzeption ist alten Ursprungs. Bereits Seton (1909) verwendet diesen Terminus in einem noch heute gültigen Sinne: "No wild animal roams at random over the country, each has a home region, even if it has not an actual home." In Übereinstimmung mit Burt (1940) und Blair (1953) bezeichnen wir als Aktionsraum dasjenige Areal, das von einem Individuum zwecks Ernährung und Fortpflanzung regelmäßig belaufen wird.

2. Methoden der Ermittlung

Große Säuger (etwa von Kaninchengröße an aufwärts), die durch Farbmarken oder andere gut sichtbare Zeichen individuell gekennzeichnet sind und nicht versteckt oder nächtlich leben, lassen sich mit bloßem, in jedem Falle aber mit bewaffnetem Auge direkt verfolgen. Bei den überwiegend kleinen, meist versteckt und unterirdisch lebenden dämmerungsaktiven Muriden und anderen kleinen, durch ähnliche Lebensweise gekennzeichneten Formen versagt dieses Verfahren indessen völlig. Untersuchungen an Kleinsäugern wurden erst möglich durch die Einführung der Lebendfangmethode, die darin besteht, die lebend erbeuteten und individuell markierten Tiere wiederholt zu fangen. Aus den über eine bestimmte Fläche verteilten Fangstellen läßt sich dann die Größe des Aktionsraumes ableiten.

Bei den Markierungsversuchen kommen die Fallen im allgemeinen in bestimmten Mustern, vorwiegend in gleichen und gleichbleibenden Abständen zur Aufstellung (Quadratmethode, grid-trapping, Blair 1940 a und b, 1942, 1951, 1953, Burt 1940 u. 1943, Haugen 1942, Manville 1949, Brown 1956, Martin 1956 u. a.). Die Lage und Verteilung der Baue und Wechsel, der Bodenbewuchs und das Bodenprofil bleiben dabei völlig unberücksichtigt. Der Fallenabstand wird unterschiedlich gewählt und richtet sich nach der Größe und Beweglichkeit der zu untersuchenden Art.

Eine Abweichung zu diesem grid-trapping stellt das burrow-trapping dar, ein Verfahren, bei dem die Fallen in unregelmäßigen Abständen nach Maßgabe vorhandener Baue zur Aufstellung gelangen (Evans 1951, Yerger 1953). Wir haben uns — unabhängig von eben genannten Autoren — ebenfalls dieser Methode bedient, in der Abwandlung allerdings, daß die Fallen auch auf den Wechseln verteilt wurden. Die Vorteile des Bau- und Wechselfanges bestehen

darin, daß die Erfassung einer Population vollständiger und innerhalb kürzerer Zeit gewährleistet ist als bei Anwendung der Quadratmethode, und das um so mehr bei Formen, die — wie hier die Feldmaus — bei der Fortbewegung an fest eingefahrene, ausgetretene oberirdische Laufgänge gebunden sind.

3. *Der Aktionsraum der Feldmaus*

a) Der Mindestaktionsraum

Die Auswertung der Fallenfangergebnisse erfolgte nach einem schon früher angewandten Verfahren (Reichstein 1959), das der minimum area method nordamerikanischer Autoren entspricht (Dalke 1942, Mohr 1947, Yerger 1953, Howard u. Childs 1959). Die von einem Individuum vorliegenden Fangorte werden in eine Karte eingetragen und die äußersten miteinander verbunden. Die so entstandene Fläche stellt den Mindestaktionsraum eines Tieres dar. Wir sprechen deshalb von Mindestaktionsraum (im folgenden aus Gründen der Vereinfachung nur Aktionsraum genannt), weil wir mit anderen Autoren die Auffassung teilen, daß sich das betreffende Tier zumindest innerhalb des durch die äußeren Fangstellen gekennzeichneten Areals bewegt hat. In welcher Größenordnung der tatsächliche Aktionsraum liegt, läßt sich auf diesem Wege nicht ermitteln. Alle Bemühungen um eine Erfassung des wirklichen Aktionsgebietes erscheinen uns deshalb auch wenig sinnvoll (exclusive and inclusive boundary strip method, Blair 1940 u. 1942, Stickel 1954, Manvilles method, Manville 1949, adjusted and observed range length method, Burt 1940, Stickel 1954 u. a.), weil — wie hinreichend bekannt ist — die Aktionsflächen als keine durch feste und feststehende Grenzen gekennzeichnete Areale aufzufassen sind (Burt 1943, Yerger 1953, Martin 1956), sondern zeitlich und räumlich in Größe und Gestalt schwankend.

b) Die Fanghäufigkeit

Die 114 markierten Feldmäuse der Kiefernschonung wurden insgesamt 610mal erbeutet, das entspricht einer durchschnittlichen Fanghäufigkeit von 5,3mal pro Tier. Jede Feldmaus ist im Mittel also fünfmal in den Fallen aufgetreten. Für die Feldweg-Population ergeben sich folgende Zahlen: 743 Individuen gingen 2776mal in die Fallen, das kommt einem Fangmittel von 3,7mal pro Tier gleich. Über die Häufigkeitsverteilung der Wiederfänge unterrichtet Tabelle 1. Man erkennt, daß der Anteil der nur ein- und zweimal gefangenen Tiere sehr hoch ist, fast 50% auf dem Feldweg, über 30% in der Kiefernschonung. Ein nur geringer Prozentsatz der gezeichneten Tiere konnte in einer Häufigkeit erbeutet werden, die eine Verwendung dieser Feldmäuse zur Aktionsraum-Bestimmung zuläßt (s. folg. Abschn.): in der Schonung gingen noch 26% aller Tiere 7mal und mehr in die Fallen, auf dem Feldweg dagegen knapp 15%.

Diese Unterschiede in der Fanghäufigkeit zwischen Kiefernschonung und Feldweg (wesentlich höherer Anteil häufiger gefangener Feldmäuse in der Schonung) verdienen deshalb besonders hervorgehoben zu werden, weil sie die er-

Population	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Kiefernschonung	20	16	21	11	12	4	5	4	1	1	6	3	1	2	1
	17.6	14.0	18.4	9.6	10.5	3.5	4.4	3.5	0.9	0.9	5.3	2.6	0.9	1.8	0.9
Feldweg	224	114	118	56	46	47	28	16	14	5	8	10	4	1	3
	30.2	19.4	15.9	7.5	6.2	6.3	3.8	2.2	1.9	0.7	1.1	1.3	0.5	0.1	0.4

Population	16	17	18	19	20	21	22	23	....	31	....	38 × gefangen	n
Kiefernschonung	2	1	2	—	—	—	—	—	....	—	....	1	114
	1.8	0.9	1.8	—	—	—	—	—	....	—	....	0.9	%
Feldweg	6	4	2	—	4	1	—	1	....	1	....	—	743
	0.8	0.5	0.3	—	0.5	0.1	—	0.1	....	0.1	....	—	%

Tab. 1. Häufigkeitsverteilung der Fanghäufigkeiten von *Microtus arvalis*.

wartete stärkere Fluktuation der Ackerfeldmäuse (Population Feldweg) zum Ausdruck bringen.

c) Aktionsraum und Fanghäufigkeit

Es erhebt sich an dieser Stelle die Frage nach dem Bestehen eines Zusammenhanges zwischen der Fanghäufigkeit und der Größe des aus den Fangorten ermittelten Akionsraumes. Werfen wir dazu einen Blick auf Abb. 1. Man erkennt, daß — insgesamt gesehen — die Größe des Aktionsgebietes mit steigender Fanghäufigkeit zunimmt. Besonders ausgeprägt ist die Beziehung bei den adulten (geschlechtsreifen) Männchen. Für die 4mal Gefangenen ergibt sich ein mittlerer Aktionsraum von nur 320 qm (n = 9), für die 5mal Gefangenen einer von 370 qm (n = 7), für die 6mal Gefangenen ein solcher von 500 qm (n = 8) usw. Erst nach 12 Wiederfängen wird ein Wert ereicht (ca. 1300 qm), von dem anzunehmen wir berechtigt sind, daß er die Größe des Aktionsgebietes erwachsener Feldmausmännchen anzeigt, da weiteres Einfangen der Tiere zu lediglich unbedeutender Arealvergrößerung führt. Es bewegen sich also die Aktionsräume adulter Männchen der Kiefernschonung zwischen 1200 und 1500 qm. Für *Microtus agrestis* wurden etwa gleichlautende Werte ermittelt (Brown 1956, Reichstein 1959).

Ein hiervon abweichendes Verhalten lassen die Jungtiere beiderlei Geschlechts und die adulten Weibchen erkennen (Abb. 1). Zwar nimmt auch hier die Flächengröße mit der Fanghäufigkeit zu, der Kurvenanstieg ist indessen nur unbedeutend und ein gewisser Endwert schon früher erreicht: die Aktionsräume

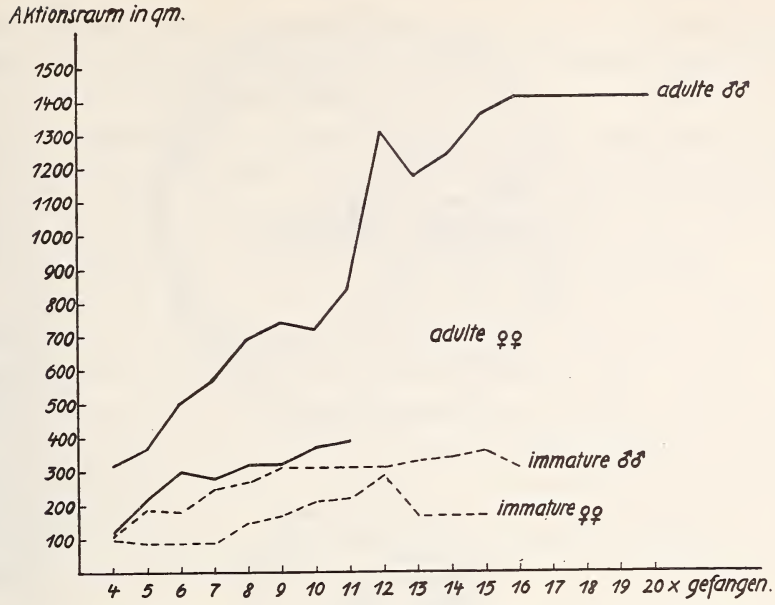

Abb. 1. Größe der Aktionsräume adulter und immaturer männlicher und weiblicher Feldmäuse in Abhängigkeit von der Fanghäufigkeit.

jugendlicher Tiere und erwachsener Weibchen können nach bereits 7—8maligem Einfangen als erfaßt gelten. Sie bewegen sich bei immaturen Feldmäusen zwischen 200 und 300, bei den geschlechtsreifen Weibchen zwischen 300 und 400 qm. (Die Aktionsflächen adulter Erdmaus-Weibchen des gleichen Lebensraumes wurden nur geringfügig größer gefunden, Reichstein 1959.)

Auf Zusammenhänge zwischen Größe des home range und der Fanghäufiigkeit hat erstmalig Haugen (1942) hingewiesen. Jungtiere von *Sylvilagus floridanus* müssen mindestens 5mal in den Fallen auftreten, um den Aktionsraum anzuzeigen. Für geschlechtsreife Männchen werden keine Werte genannt, da mit zunehmender Fanghäufigkeit die Größe des aus den Fangstellen ermittelten Aktionsgebietes ständig ansteigt. Blair (1951) greift für home range-Angaben nur auf die mehr als 9mal erbeuteten Tiere zurück *(Peromyscus polionotus leucocephalus)*, desgleichen Youngman (1956) bei *Apodemus agrarius*. Buckner (1957) verwendet lediglich die mehr als 7mal *(M. pennsylvanicus, Cl. gapperi)*, Yerger (1953) die mindestens 6mal (adult) bzw. 4mal (immatur) gefangenen Individuen *(Tamias striatus)*. Brown (1956) berücksichtigt die wenigstens 5mal erbeuteten *Apodemus sylvaticus*, Martin (1956) alle mehr als 3mal gefangenen Tiere *(M. ochrogaster)*. Nach Godfrey (1954) sind 16 bis 19 Lokalisierungen der mit Co_{60} markierten Erdmäuse zur Kennzeichnung ihres Aktionsgebietes erforderlich.

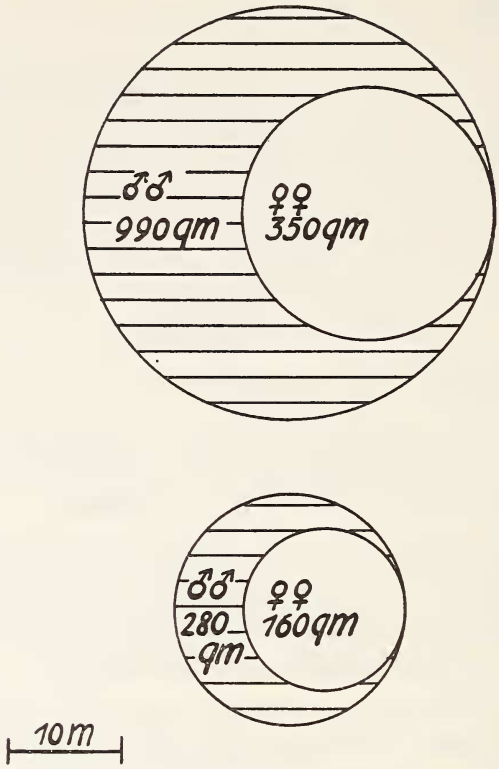

Abb. 2. Unterschiede in der Aktionsraumgröße zwischen den Geschlechtern. Oben adulte, unten immature Feldmäuse.

d) Unterschiede in der Aktionsraumgröße zwischen den Geschlechtern

Bekannt geworden sind geschlechtsgebundene Differenzen bei *Apodemus sylvaticus* (Chitty 1937, Miller 1958), *Peromyscus maniculatus* (Blair 1942) und *leucopus* (Burt 1940), bei den *Microtus*-Arten *agrestis* (Brown 1956, Reichstein 1959), *pennsylvanicus* (Hamilton 1937, Blair 1940a), *ochrogaster* (Martin 1956), *montanus* und *longicaudus* (Jenkins 1948), bei *Tamias striatus* (Yerger 1953) und auch bei *Sylvilagus floridanus* (Allen 1939, Haugen 1942). Folgende Abbildung bringt in schematischer Darstellung die Größe der Aktionsräume der Kiefernschonung - Feldmäuse für beide Geschlechter (Abb. 2 oben). Berücksichtigt sind alle mindestens viermal gefangenen Tiere. Das Aktionsgebiet adulter Männchen ist mit etwa 1000 qm annähernd dreimal so groß, wie das erwachsener Weibchen. Die Unterschiede fielen noch größer aus bei ausschließlicher Verwendung der wenigstens 12mal erbeuteten Männchen (s. Abschn. c). Für eine größere Beweglichkeit der geschlechtsreifen Feldmausmännchen sprechen auch die Ergebnisse der Untersuchungen an der Feldweg-Population. Kriterium für Aktionsraumgröße ist hier die Entfernung zwischen den äußersten Fangstellen. Berücksichtigung finden wieder die mehr als

dreimal erbeuteten Tiere. Einem mittleren Aktionsradius von 28 m (Fangstellen maximal 56 m voneinander entfernt) im männlichen Geschlecht steht ein solcher von nur 18 m im weiblichen gegenüber.

Als bemerkenswert hat zu gelten, daß selbst unter den Verhältnissen im Freilandzwinger solche Differenzen deutlich werden. Für die geschlechtsreifen Männchen (n = 6) ergibt sich eine mitlere Aktionsfläche von 50 qm (Gehegefläche 54 qm!), für die adulten Weibchen eine solche von nur 35 qm (n = 15). Acht der 15 Weibchen beschränkten ihre Aktivität auf nur eine Gehegehälfte.

Daß die hier skizzierten Unterschiede in der Beweglichkeit zwischen den Geschlechtern nur bei Erwachsenen zu erwarten sind, unterstreicht eine Gegenüberstellung der Aktionsflächen der immaturen Feldmäuse (Abb. 2 unten). Zwar erscheinen auch hier die Männchen als das beweglichere Element (280 qm gegenüber 160), wir halten diese Differenzen indessen für mehr zufällig, was folgende Befunde zu bestätigen scheinen. 15 m mittlerer Aktionsradius bei Jungmännchen der Feldweg-Population (n = 25) stehen 18 m bei immaturen Weibchen (n = 24) gegenüber. Gute Übereinstimung zeigen die Aktionsflächen der Jungtiere beiderlei Geschlechts auch im Freilandzwinger (s. Tab. 2).

Alter	n	Männchen	n	Weibchen
immatur	19	27 qm	24	28 qm
adult	6	50 qm	15	35 qm

Tab. 2. Mittlere Aktionsflächen von Feldmäusen eines 54 qm großen Freigeheges, nach Altersklassen und Geschlecht getrennt.

e) Unterschiede in der Aktionsraumgröße zwischen den Altersstufen

Zu den Unterschieden in der Beweglichkeit zwischen (erwachsenen) Geschlechtern treten solche zwischen den Altersstufen. Das gilt — wie Abb. 3 erkennen läßt — vor allem für das männliche Geschlecht; die Aktionsfläche adulter Männchen ist mit etwa 1000 qm fast viermal größer als die jugendlicher Tiere. Bei den Weibchen fällt die Differenz wesentlich geringer aus, sie ist jedoch auch hier deutlich (160 gegenüber 350 qm). Daß mit erheblichen Beweglichkeitsunterschieden zwischen den Altersstufen in erster Linie bei den Männchen zu rechnen ist, lassen die Ergebnisse der Feldweguntersuchung erkennen. Für die geschlechtlich inaktiven Tiere ergibt sich ein mittlerer Aktionsradius von 15 m (n = 25), für die adulten ein solcher von 28 m (n = 24). Bei den Weibchen nimmt die Differenz im vorliegenden Falle den Wert Null an (n imm. = 24, n ad. = 55). Eine Bestätigung erfahren diese Befunde durch die Freilandzwinger-Population. Trotz unnatürlich starker Beschränkung in der Beweglichkeit (54 qm Gehegefläche) stellen sich bestimmte Größenordnungsverhältnisse im Aktionsraum zwischen den Altersstufen auch hier ein. Die Werte sind in Tabelle 2 zusammengefaßt. Heraus-

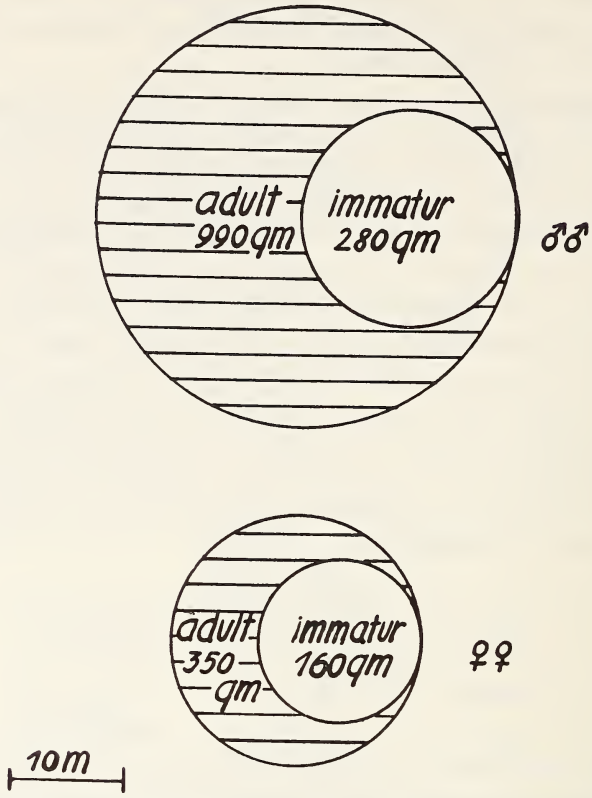

Abb. 3. Unterschiede in der Aktionsraumgröße zwischen den Altersstufen bei Feldmäusen.

ragend wieder die erwachsenen Männchen mit der absolut größten Aktionsfläche. Die Differenz zwischen jungen und erwachsenen Weibchen ist erwartungsgemäß gering.

Aus den folgenden Beispielen mag erhellen, daß die Erweiterung des Aktionsgebietes im männlichen Geschlecht mit zunehmendem Alter der Tiere in engster Verbindung steht mit dem Eintreten sexueller Aktivität (Abb. 4). Die Spätsommerwürfen entstammenden, im Jahre der Geburt nicht mehr zur Fortpflanzung kommenden Männchen 37 und 79 beschränkten ihre Aktivität bis Ausgang des Winters auf das durch die Schraffur gekennzeichnete Areal. Erst ab Februar/März wird der Aktionsraum wesentlich erweitert, ganz ohne Zweifel in Verbindung mit dem Beginn geschlechtlicher Aktivität, fällt doch in diese Periode (II/III) der plötzliche, die Vermehrungsfähigkeit anzeigende Wachstumsschub der Adoleszenz (Reichstein 1960).

f) Unterschiede in der Aktionsraumgröße zwischen den Jahreszeiten

Es darf heute als erwiesen gelten, daß die überwinternden Feldmauspopulationen zum überwiegenden Teile aus noch nicht geschlechtsreifen Jungtieren der

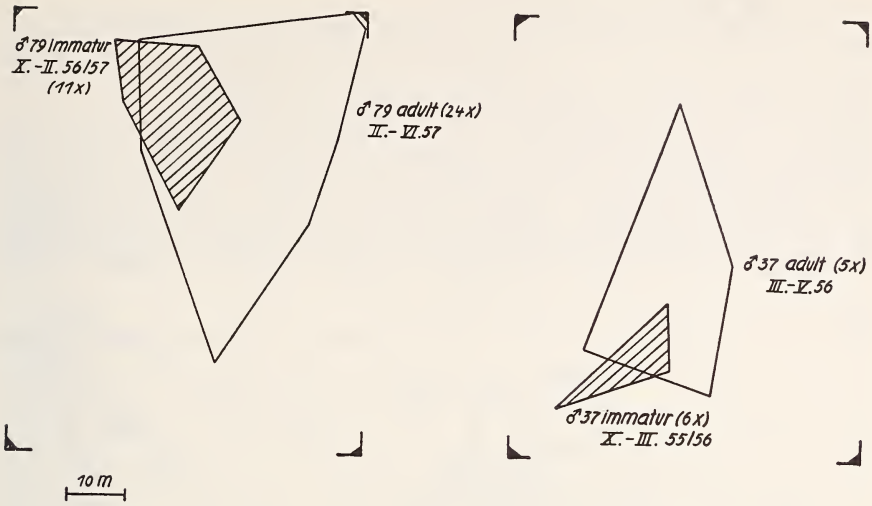

Abb. 4. Vergrößerung des Aktionsraumes mit Eintritt der Geschlechtsreife.

letzten Würfe einer Vermehrungsperiode bestehen. Das läßt erwarten, daß die Aktionsräume im Winterhalbjahr vor allem im männlichen Geschlecht relativ klein ausfallen. Eine Gegenüberstellung des Sommer- und Wintermaterials gibt tatsächlich zu erkennen, daß die Tiere im Winter weniger weit laufen: ♂♂ Sommer = 880 qm, ♂♂ Winter = 320 qm; ♀♀ Sommer = 360 qm, ♀♀ Winter = 270 qm. Diese Befunde bestätigen Angaben für *Microtus agrestis,* wonach die Aktionsräume der Männchen und Weibchen im Winterhalbjahr Übereinstimmung zeigen (Reichstein 1959).

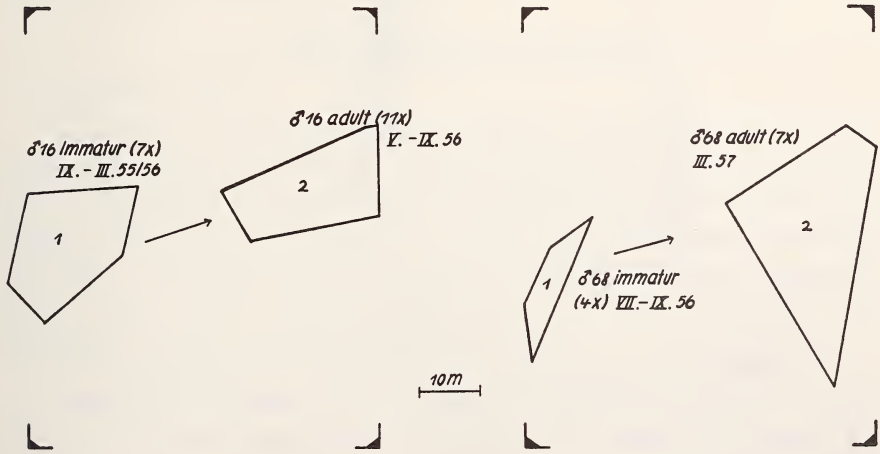

Abb. 5. Verlagerung des Aktionsraumes.

g) Verlagerung des Aktionsraumes

Der Eintritt der Geschlechtsreife wird nicht nur von einer Vergrößerung, sondern (wohl in der Mehrzahl der Fälle) auch von einer Verlagerung (shifting) des Aktionsgebietes begleitet. Zwei Beispiele mögen das illustrieren. ♂ 16 wird als Jungtier (12—18 g) innerhalb der mit 1 bezeichneten Fläche erbeutet, als geschlechtsreifes Tier im Frühjahr des folgenden Jahres dann in Areal 2, hier vornehmlich an der Grenze der Versuchsfläche, also etwa 60 m von dem Zentrum des Jugend-Aktivitätsraumes entfernt (Abb. 5). Verschiebung des Wohngebietes läßt auch ♂ 68 erkennen. Die Randlage seines Aktionsraumes (in bezug auf die

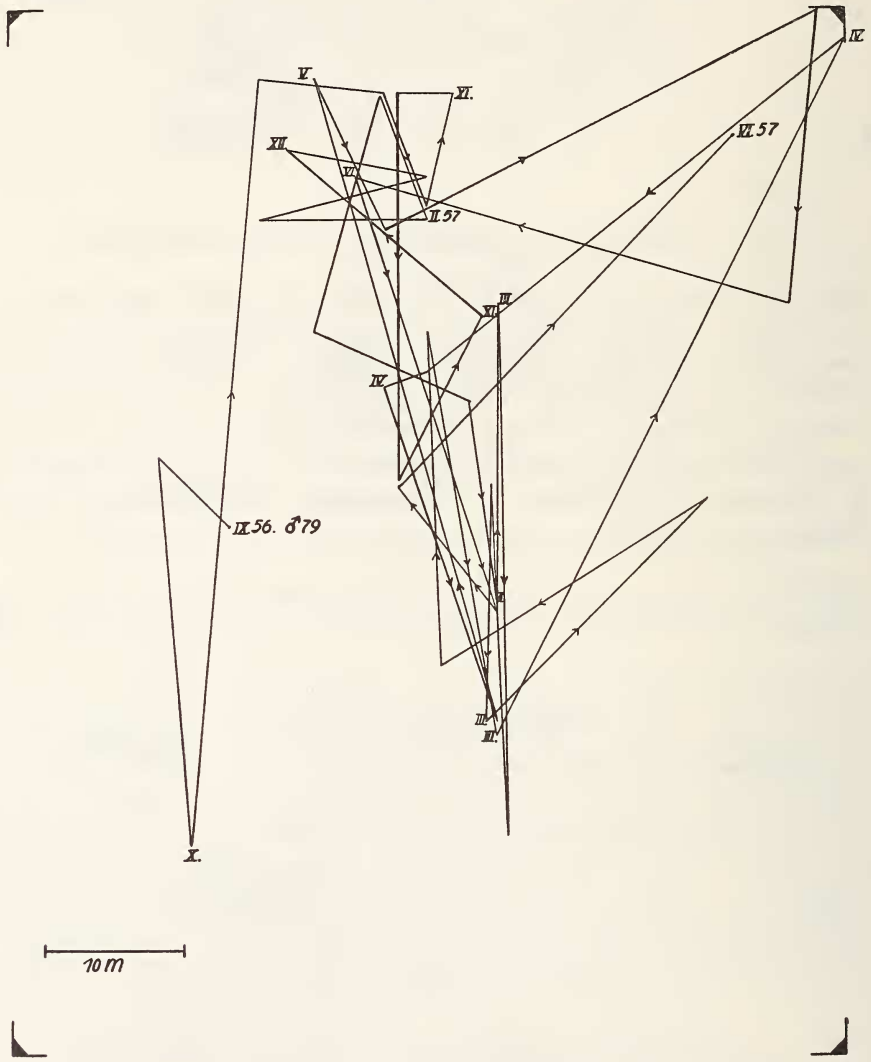

Abb. 6. Aktionsraum des am häufigsten gefangenen Feldmausmännchens.

Versuchsfläche) macht die geringe Fanghäufigkeit und das Verschwinden zwischen September und März verständlich. Als adultes Tier taucht Männchen 68 dann innerhalb des mit 2 bezifferten Gebietes wieder auf.

Daß das Verlassen der Geburtsstätte mit dem Beginn der Fortpflanzungsreife die Regel darzustellen scheint, unterstreicht folgendes Beispiel. Von den 15 zwischen September und November als Jungtiere auf der Versuchsfläche gefangenen Männchen, die hier auch überwinterten, wurden 5 letztmalig im Februar, 6 im März gefangen. Jeweils ein Tier trat noch im April und Mai in den Fallen auf. Nur 2 verblieben bis Ende Juni bzw. September innerhalb unseres Fanggebietes.

Aus diesem Verhalten der Feldmausmännchen auf mangelnde Ortstreue und geringe Standortfestigkeit schließen zu wollen, hieße über das Ziel hinausschießen. Zwar zeigt das nur kurzzeitige Auftauchen eines großen Teils der von uns markierten Tiere erhebliche Fluktuation an (32% wurden nur 1—2mal gefangen), es muß an dieser Stelle jedoch einmal darauf hingewiesen werden, daß die Größe der Versuchsfläche mit 5000 qm im Verhältnis zum Aktionsraume erwachsener Männchen (1500 qm, max. 2100 qm) relativ klein ausfällt, was zweifellos den hohen Prozentsatz nur kurzfristig beobachteter Tiere bedingt. Mit steigender Größe des Versuchsareals sollte ihr Anteil fallen. Wie stark ein adultes Feldmausmännchen am einmal aufgesuchten Gebiet festzuhalten geneigt ist, mag aus folgender Darstellung erhellen. Aufgezeichnet sind in Abb. 6 die Fangorte von ♂ 79, das zwischen September 1956 und Juni 1957 regelmäßig und insgesamt 38mal in den Fallen auftrat. Ob solches Verhalten dem Wesensmerkmal erwachsener Männchen entspricht — kein unstetes Umherschweifen, relative Ortstreue — läßt sich gegenwärtig noch nicht entscheiden. Wir neigen dieser Auffassung zu, gereicht doch Bindung an einen bestimmten Lebensraum und Vertrautheit mit ihm (genaue Kenntnis der Wechsel, der Lage der Schlupflöcher usw.) dem Individuum in jedem Falle zum Vorteil.

B. Zum Revierverhalten der Feldmaus

1. Begriffsbestimmung

Das Problem des Revierverhaltens der Feldmaus und anderer Muriden gehört zu dem gegenwärtig umstrittensten. Die Gegensätzlichkeit der Meinungen ist trotz mehr als 20-jähriger Forschungsarbeiten an nordamerikanischen Microtinen nicht beseitigt. Gegen die Auffassung Burts (1940, 1943, 1949), daß Territorialität zum festen Verhaltensbestandteil der meisten Wildsäuger gehört, argumentiert Blair (1953) mit dem Hinweis, daß unter 46 untersuchten Kleinsäuger-Arten bisher nur 11 mit Revierverhalten gefunden wurden.

Die Vorstellungen vom Revier als einem verteidigten Areal basieren auf der bei Vögeln weit verbreiteten und gründlich analysierten Erscheinung der Reviergründung und -verteidigung durch ein Männchen zum Zwecke der Paarbildung (Howard 1920, Nice 1941). Eine bloße Übernahme dieses Begriffes in den Säugetierbereich verbietet sich allein schon aus Gründen eines zumindest bei den

Microtinen völlig anders gearteten Fortpflanzungsverhaltens. Nicht nur, daß hier die Nestgründung durch ein Weibchen erfolgt, auch die Männchen zeigen infolge Polygamie ein Verhalten, das von dem der nestgründenden Vogelmännchen abweicht. Zwar herrscht zwischen geschlechtlich aktiven Feldmausmännchen auch hier absolute Unverträglichkeit, von einem Territorialverhalten im oben genannten Sinne kann indessen nicht gesprochen werden, da nach bisher vorliegenden Beobachtungen nicht ein bestimmtes Areal verteidigt wird, sondern kämpferische Auseinandersetzungen überall dort platzgreifen, wo zwei in Fortpflanzungsbereitschaft befindliche Männchen aufeinandertreffen. Austragungsort solcher Kämpfe dürfte in der Mehrzahl die nähere Umgebung der von Weibchen bewohnten Baue sein (Reichstein 1956). Ob Feldmausweibchen ein Revier im Sinne obiger Definition haben, läßt sich im Augenblick noch nicht entscheiden (ein verteidigtes Areal). Sie bewohnen zwar — wie Freigehegeuntersuchungen (Frank 1954, Reichstein 1960) und Beobachtungen an markierten Freilandtieren gezeigt haben (Frank mündl. Mitt.) — ein relativ fest umrissenes Areal, Kämpfe zwischen ihnen konnten jedoch bisher noch nicht beobachtet werden.

2. *Revierverhalten der Männchen*

Der Nachweis absoluter Unverträglichkeit geschlechtsreifer Feldmausmännchen konnte mehrfach erbracht werden, indirekt durch Ermittlungen über Sexualproportionsveränderungen zuungunsten der Männchen (Maximow 1948, Stein 1953, Frank 1953, Becker 1954, Reichstein 1956, Pelikan 1959) und durch Untersuchungen Steins an zahlreichen Feldmausbauen (893 Baue freigelegt, nur einmal zwei adulte Männchen angetroffen!) (Stein 1957), direkt durch Beobachtungen an Freigehegepopulationen (Frank 1954, eigene unveröff. Ergebnisse).

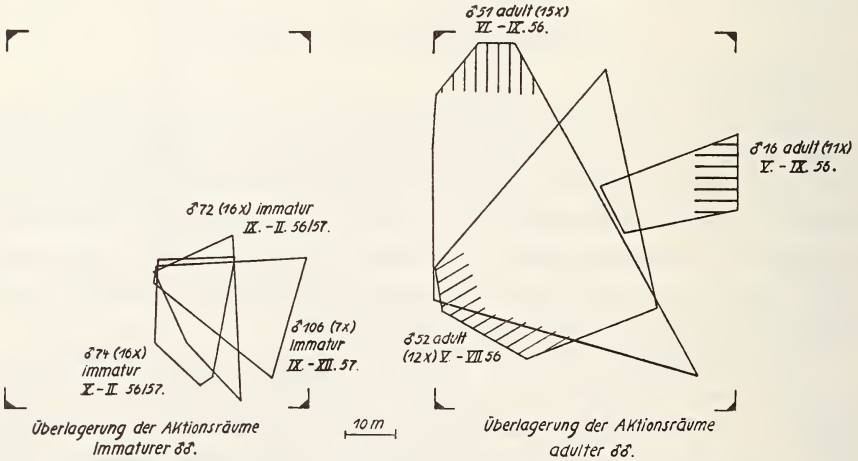

Abb. 7. Überlagerung der Aktionsräume immaturer und adulter Feldmausmännchen.

Als weiterer Nachweis erheblicher Männchenrivalität sind Befunde zu werten, die das Markierungsexperiment an lebenden Freilandtieren gezeitigt hat. In Abb. 7 sind die Aktionsräume solcher Männchen dargestellt, die die Versuchsfläche zum ungefähr gleichen Zeitpunkte besiedelten. Charakteristisch die starke Überlagerung (overlapping) der Aktionsflächen, die bei den adulten Tieren im gleichen Maße deutlich ist wie bei den nicht geschlechtsreifen. Nun schließt zwar Überschneidung der Areale Territorialität im Sinne obiger Definition aus, die räumliche Trennung der Aktivitätszentren (Stellen größter Fanghäufigkeit) bei den erwachsenen Männchen und nur hier macht indessen wahrscheinlich, daß rivalisierendes Verhalten vorliegt.

Die Befunde der Abb. 8 werden im gleichen Sinne gedeutet. Dargestellt sind die Aktionsgebiete zweier fertiler Männchen, die annähernd dasselbe Areal besiedeln, hier jedoch — und das erscheint uns bemerkenswert — im zeitlichen Nach-

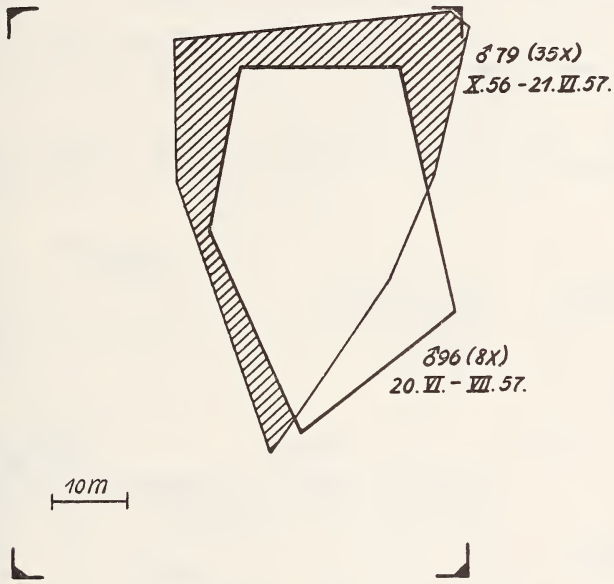

Abb. 8. Aktionsräume zweier adulter Männchen. — Auftreten im zeitlichen Nacheinander.

einander. Männchen 79 trat innerhalb der schraffierten Fläche zwischen Oktober 1956 und dem 21. Juni 1957 auf. Dann wurde es nicht mehr gefangen (Alterstod). Und mit dem Verschwinden dieses alten Männchens erschien fast auf den Tag genau ein anderes geschlechtsreifes Tier (♂ 96 am 20. Juni 1957), das dann einige Wochen innerhalb des von ♂ 79 belaufenen Areals beobachtet wurde.

Abschließend sei noch eines Befundes gedacht, dem zur Untermauerung des eben Ausgeführten Bedeutung zukommt. Im Verlaufe unserer Markierungsversuche auf dem Feldweg fanden wir in den ausgelösten single-catch-traps in 13 Fällen jeweils 2 Männchen vor, davon nur zweimal 2 adulte.

Die absolute Unverträglichkeit geschlechtsreifer Feldmausmännchen darf damit als hinreichend erwiesen gelten, selbst wenn Territorialverhalten im üblichen Sinne nicht vorzuliegen scheint. Adulte Männchen verteidigen kein fest umrissenes Areal, sondern ihren Anspruch auf Verpaarung mit einem Weibchen.

3. *Revierverhalten der Weibchen*

Für eine Reihe Kleinsäuger konnte gezeigt werden, daß sich die Aktionsräume der Weibchen während der Fortpflanzungsperiode nur geringfügig oder gar nicht überschneiden (Blair 1940, Burt 1940, Haugen 1942 u. a.). Burt vertritt in diesem Zusamenhange die Auffassung, daß hier die Aktionsräume (home range) den Charakter eines Reviers (territory) annehmen, mit ihnen also identisch sind. Ob die räumlich getrennten Areale tatsächlich territories im Sinne verteidigter Bezirke darstellen, hat sich bis heute indessen eindeutig nicht nachweisen lassen. Auseinanderrücken der Aktionsräume, geringe oder keine Überlagerung sind letztlich nur Indizien für Revierverhalten, ein schlüssiger Beweis wird sich nur auf dem Wege über die direkte Beobachtung erbringen lassen. Werfen wir in diesem Zusammenhange einen Blick auf die Ergebnisse der Markierungsversuche in der Kiefernschonung.

Dargestellt sind in Abb. 9 die Aktionsräume der mindestens zehnmal gefangenen immaturen und adulten Weibchen (ausgenommen ♀ 21), kennzeichnend

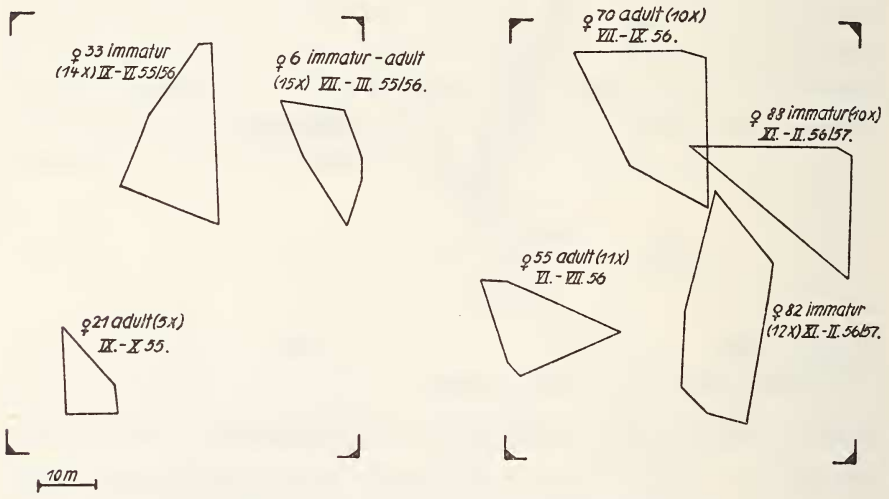

Abb. 9. Aktionsräume von Feldmausweibchen.

hier das Fehlen jeglicher Überlagerung der Areale. (Entsprechendes hat sich für *Microtus agrestis* nachweisen lassen, Reichstein 1959). Daß hierin nur ein mittelbarer Beweis für Territorialverhalten zu erblicken ist, wurde bereits erwähnt. Keine Bedenken erhoben werden können jedoch gegen die Auffassung, daß die räumliche Trennung der Aktionsflächen das Bestreben der adulten Feldmausweibchen

widerspiegelt, in Isolierung von Gleichgeschlechtlichen zu treten. Untermauert wird diese Deutung der Areal-Trennung durch Befunde aus dem Freilandzwinger (Abb. 10). Obwohl die Gehegefläche mit 54 qm an sich schon klein ausfällt, beschränken die adulten Weibchen 1 und 42 ihre Aktivität auf nur eine Zwingerhälfte, offenbar infolge gleichzeitiger Besiedlung der anderen Hälfte durch ein zweites adultes Weibchen (♀ 125 bzw. ♀ 37). Ob dem gegenseitigen Eindringen in das bewohnte Areal Widerstand entgegengesetzt wird, hat sich in unseren Versuchen ebenso wenig feststellen lassen wie in denen Franks (Frank 1954). Reviercharakter haben vielleicht nur die Baue und ihre nähere Umgebung.

Nach Untersuchungen Franks (Frank 1953) an nordwestdeutschen Feldmaus-Populationen bestehen zwischen dem Grad gegenseitiger Isolierung der ge-

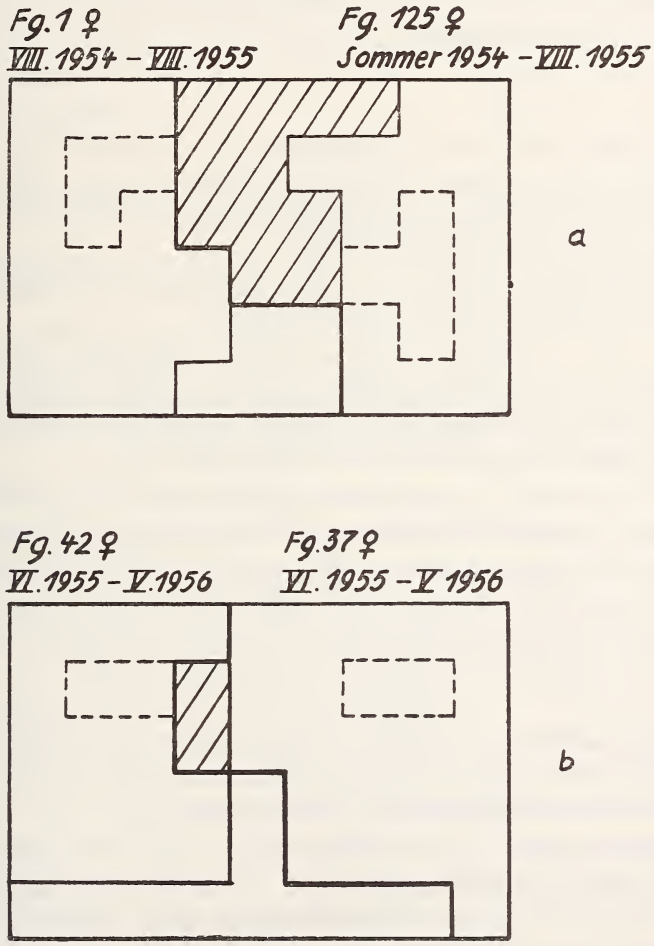

Abb. 10. Aktionsräume von Feldmausweibchen im Freilandzwinger.
Schraffierte Fläche = gemeinsam bewohnter Raum.
Gestrichelt umrissene Fläche = Bau.

schlechtsreifen Weibchen und der Populationsdichte eindeutige Beziehungen. Räumlich getrennt siedeln adulte Weibchen in Jahren normaler Bestandsdichte. Bei starkem bis sehr starkem Auftreten dagegen können in einem Bau 2, 3 und mehr fertile Weibchen (bis zu 5) angetroffen werden. Geschlechtsreif gewordene Jungweibchen vermögen also bei durch hohe Siedlungsdichte bedingtem Widerstand gegen die Abwanderungsbestrebungen vom Geburtsorte mit Verbleib im Mutterbau zu reagieren.

Vorliegende Untersuchungen wurden im Rahmen eines Forschungsauftrages der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften Berlin durchgeführt. Die umfangreichen Freilandversuche lagen zum Teil in den Händen meiner Mitarbeiter F. Bastian, R. Schwarz und F. Vater, denen ich dafür zu großem Dank verpflichtet bin. Für Manuskriptdurchsicht habe ich Prof. Dr. K. Zimmermann zu danken.

Zusammenfassung

1. Untersucht werden von Juli 1954 bis Mai 1958 an insgesamt 857 (373 ♂♂, 484 ♀♀) individuell markierten Feldmäusen *(Microtus arvalis)* zweier Populationen verschiedener Herkunft (Kiefernschonung und Feldweg) die Aktionsräume (home range) und das Revierverhalten.

2. Als Aktionsraum wird das von einem Individuum zwecks Ernährung und Fortpflanzung regelmäßig belaufene Areal bezeichnet.

3. Der durch wiederholtes Einfangen ermittelte Aktionsraum erweist sich in starkem Maße als von der Fanghäufigkeit abhängig. Adulte Männchen müssen mindestens 12mal, Jungtiere und adulte Weibchen mindestens 7—8mal in den Fallen auftreten, damit das Aktionsgebiet als erfaßt gelten kann.

4. Die Unterschiede in der Aktionsraumgröße zwischen den erwachsenen Geschlechtern sind erheblich. Für Männchen der Kiefernschonung werden 1200 bis 1500 qm, für Weibchen nur 300 bis 400 qm gefunden. Die Differenz zwischen den Geschlechtern im Jugendalter ist unbedeutend (200 bis 300 qm für beide). Die herausragende Stellung geschlechtsreifer Männchen kommt auch bei den Ackertieren und den Feldmäusen des Freilandzwingers zum Ausdruck.

5. Unterschiede in der Aktionsraumgröße zwischen den Altersstufen werden vor allem im männlichen Geschlecht deutlich (immatur ca. 300, adult ca. 1300 qm, Kiefernschonung). Erwachsene Weibchen übertreffen Jungtiere um nur das Doppelte (350 qm gegenüber 160, Kiefernschonung).

6. Verlagerung (shifting) des Aktionsgebietes in der Folge des Geschlechtsreifebeginns scheint regelmäßig stattzufinden. Das geht aus der Abwanderung eines großen Teils der fertil gewordenen Männchen von der Versuchsfläche hervor.

7. Geringe Standortfestigkeit und mangelnde Ortstreue (unstetes Umherschweifen) werden nicht als Wesensmerkmal adulter Männchen angesehen. Es scheint an einem einmal aufgesuchten Gebiet stärkere Bindung vorzuliegen. (Ver-

trautheit mit einem bestimmten Teil des Lebensraumes gereicht dem Individuum zum Vorteil.)

8. Zwischen geschlechtlich aktiven Feldmaus-Männchen besteht absolute Unverträglichkeit. Sie kommt zum Ausdruck in der Vernichtung der Schwächeren im Verlaufe der Sexualperiode, in der Besiedlung der Baue durch jeweils nur ein adultes Männchen und im räumlichen Auseinanderfallen der Aktivitätszentren (Markierungsversuche). Territorialität im üblichen Sinne (Arealverteidigung) liegt nicht vor, da kein bestimmtes Gebiet verteidigt wird. Kämpferische Auseinandersetzungen finden am Orte des Zusammentreffens zweier geschlechtlich aktiver Männchen statt.

9. Das Fehlen einer Überlagerung der Weibchen-Aktionsräume in der Kiefernschonung wird als mittelbarer Beweis für Revierverhalten angesehen. Ergebnisse der Freilandzwinger-Untersuchungen unterstreichen diese Auffassung. Die meisten geschlechtsreifen Weibchen teilen sich — im Gegensatz zu den Männchen — in die Gehegefläche.

Summary

1. Home range and territorial behaviour were investigated in two populations of *Microtus arvalis,* one inhabiting a young conifer plantation, and the other a lane in arable land. The study was carried out from July 1954 to May 1958, during which interval 857 individuals were marked (373 males and 484 females).

2. The home range ist defined as the area regularily used by an individual in the course of food finding, mating and rearing its young.

3. The determination of the home range proved to be largely dependent upon the number of recaptures. Adult males had to be caught at least 12 times, and adult females and juveniles of both sexes at least 7—8 times, in order to reliably determine the areas within which they were active.

4. There was a considerable difference between adult males and adult females with respect to the size of the home range. In the plantation those of males were of the order of 1200 to 1500 square meters and those of females only 300 to 500 square metres. No difference was discernable between immature males and females. The far greater size of the home ranges of sexually mature males was also evident among the animals living in arable land.

5. Differences between age-classes with respect to size of home range thus most pronounced in the males, where those of adults were four times as large as those of juveniles, while in the females, those of adults were only twice as large.

6. Shifting of the home range appeared to occur regularly during the onset of sexual maturation. This was evidenced by the dispersal from the study area of a large proportion of the matured males.

7. Nevertheless adult males cannot be said to be characterized by lack of attachment to familiar stations. There appears to be a bond with an area once it has been investigated.

8. There ist absolute antagonism between sexually mature males. This ist evidenced by the elimination of the weaker individuals in the course of the breeding season, in the constantly seperated inhabitation of burrows by adult males, and in the spacing out of the centres of activity. Territoriality in the strict sense (area defence) cannot be said to be present as no definite region is defended. The places at which fighting occurs are those at which two sexually mature males encounter one another.

9. The absence of overlapping in the home ranges of females in the plantation is accepted as indirect evidence of territorial behaviour. The results from the open-caged population support this interpretation, most of the mature females, unlike the males, distributing themselves throughout the area.

Literatur

Allen, D. L. (1939): Michigan cottontails in Winter. — J. Wildlife Manag. **3**, 307—322.

Becker, K. (1954): Beiträge zur Geschlechtsbestimmung von Mäusen (Muridae) nach Skelettresten aus Eulengewöllen. — Zool. Jb. Syst. **82**, 463—472.

Blair, W. F. (1940a): Home ranges and populations of the meadow vole in southern Michigan. — J. Wildlife Manag. **4**, 149—161.

— (1940b): A study of prairie deer-mouse populations in southern Michigan. — Amer. Midl. Natur. **24**, 273—305.

— (1942): Size of home range and notes on the life history of the woodland deer-mouse and eastern chipmunk in northern Michigan. — J. Mammal. **23**, 27—36.

— (1951): Population structure, social behavior, and environmental relations in a natural population of the beach mouse *(Peromyscus polionotus leucocephalus)*. — Contr. Lab. Vert. Biol. Univ. Mich. **48**, 1—47.

— (1953): Population dynamics of rodents and other small mammals. — Advances i. Genet. **5**, 1—41.

Brown, L. E. (1956): Movements of some british small mammals. — J. Anim. Ecol. **25**, 54—71.

Buckner, C. H. (1957): Population studies on small mammals in southern Manitoba. — J. Mammal. **38**, 87—97.

Burt, H. W. (1940): Territorial behavior and populations of some small mammals in southern Michigan. — Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich. **45**, 1—58,

— (1943): Territoriality and home range concepts as applied to mammals. — J. Mammal. **24**, 346—352.

— (1949): Territoriality. — J. Mammal. **30**, 25—27.

Chitty, D. (1937): A ringing technique for small mammals. — J. Anim. Ecol. **6**, 36—53.

Dalke, P. D. (1942): The cottontail rabbits of Connecticut. State of Connecticut. — Geological and Nat. Hist. Surv. Bull. **65**, 1—97.

Frank, F. (1953): Zur Entwicklung übernormaler Populationsdichten im Massenwechsel der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pallas). — Zool. Jb. Syst. **81**, 611—624.

— (1954): Beiträge zur Biologie der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pallas). Teil 1: Gehegeversuche. — Zool. Jb. Syst. **82**, 354—404.

Godfrey, G. K. (1954): Tracing field voles *(Microtus agrestis)* with a Geiger-Müller counter. — Ecology **35**, 1—10.

Hamilton, W. J. (1937): Activity and home range of field mouse, *Microtus pennsylvanicus pennsylvanicus*. — Ecology **10**, 255—263.

Haugen, A. O. (1942): Home range of cottontail rabbit. — Ecology **23**, 354—367.

Howard, H. E. (1920): Territory in bird life. London.

Howard, W. E. u. H. E. Childs, Jr. (1959): Ecology of pocket gophers with emphasis on Thomomys bottae mewa. — Hilgardia **29**, 279—358.

Jenkins, H. O. (1948): A population study of the meadow mice *(Microtus)* in three Sierra Nevada meadows. — Proc. Cal. Acad. Sc. **26**, 43—67.

Manville, R. H. (1949): A study of small mammal populations in northern Michigan. — Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich. **73**, 1—83.

Martin, E. P. (1956): A population study of the prairie vole, *Microtus ochrogaster*, in northern Michigan. — Univ. Kans. Publ. Mus. Nat. Hist, **8**, 361—416.

Maximow, A. A. (1948): Fecundity and population dynamics of *Microtus arvalis* Pallas. — Ber. Akad. Wiss. USSR, Ser. Biol. **1**, 73—82 (russ.).

Miller, R. S. (1958): A study of a wood mouse population in Wytham Woods, Berkshire. — J. Mammal. **39**, 477—493.

Mohr, C. O. (1947): Table of equivalent populations of North American small mammals. — The Americ. Midl. Nat. **37**, 223—249.

Nice, M. M. (1941): The role of territory in bird life. — Americ. Midl. Nat. **26**, 441—487.

Pelikan, J. (1959): Zur Dynamik des Geschlechtsverhältnisses bei *Microtus arvalis* Pallas. — XV th Intern. Congr. Zool. Sect. X, Paper 23.

Reichstein, H. (1956): Zur Dynamik der Sexualproportion bei der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pallas). — Zt. f. Säugetierkd. **21**, 184—191.

— (1959): Populationsstudien an Erdmäusen, *Microtus agrestis* L. (Markierungsversuche). — Zool. Jb. Syst. **86**, 367—382.

— (1960): Untersuchungen zum Wachstum und zum Fortpflanzungspotential der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pallas, 1778). — Diss. Humboldt-Univ. Berlin.

Seton, E. T. (1909): Life histories of northern animals. An account of the mammals of Manitoba. — Vol. 1 Charles Scribner's Sons, New York.

Stein, G. H. W. (1953): Über das Zahlenverhältnis der Geschlechter bei der Feldmaus, *Microtus arvalis*. — Zool. Jb. Syst. **82**, 137—156.

— (1957): Materialien zur Kenntnis der Feldmaus, *Microtus arvalis* P. — Zt. f. Säugetierkd. **22**, 117—135.

Stickel, L. F. (1954): A comparison of certain methods of measuring ranges of small mammals. — J. Mammal. **35**, 1—15.

Yerger, R. W. (1953): Home range, territoriality, and populations of the chipmunk in central New York. — J. Mammal. **34**, 448—458.

Youngman, P. M. (1956): A population of the stripped field mouse, *Apodemus agrarius coreae*, in central Corea. — J. Mammal. **37**, 1—10.

Anschrift des Verfassers: Dr. Hans Reichstein, Biologische Zentralanstalt Berlin, Kleinmachnow bei Berlin, Stahnsdorfer Damm 81.